Tome 69, nº 5 — Avril 1962

Die Übertragung der Spermatophore von Octopus vulgaris und Èledone (Cephalopoda)*

von

Marcus von ORELLI

Naturhistorisches Museum Basel
und Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

Mit 1 Kunstdrucktafel und 1 Textabbildung

In der Gruppe der Cephalopoden sind unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie noch sehr fragmentarisch. Insbesondere ist über die Kopulation, die Übertragung der Spermatophoren, die Besamung und Befruchtung der Eier recht wenig bekannt. Während meiner Aufenthalte im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer habe ich wiederholt *Eledone moschata* Lmk. und *Eledone cirrhosa* Lmk., so wie *Octopus vulgaris* Lmk. in Gefangenschaft gehalten um ihr Verhalten und ihre Entwicklung studieren zu können. Dabei ist es mir in den Sommern 1958 und 1959 gelungen die Kopulation von E. *cirrhosa* und *O. vulgaris* zu beobachten. Im Frühling 1961 konnte ich ferner *E. moschata* in dieser Hinsicht untersuchen. Die aus der Literatur bekannten, sich widersprechenden Beschreibungen über die Kopolation von *O. vulgaris* veranlassten mich die Begattung dieser Art noch einmal zu verfolgen.

* Ausgeführt mit der Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Den Herren Prof. A. Portmann, Basel, und G. Petit, Banyuls, möchte ich an dieser Stelle für alle ihre Bemühungen um diese Arbeit herzlich danken. Dieser Dank richtet sich auch an Frau Dr. K. Mangold-Wirz und Herrn M. Galangou für alle ihre Ratschläge hinsichtlich Fang und Haltung der untersuchten Tintenfische.

Octopus vulgaris.

In den älteren Arbeiten über *Octopus vulgaris* sind zwei verschiedene Auffassungen über die Kopulation vertreten. KOLLMANN, BERGMANN und BAUER behaupten, sie verlaufe während eines harten Kampfes zwischen den beiden Partnern. KOLLMANN (1876) nennt es einen „grimmigen Kampf auf Leben und Tod." Er beschreibt seine Beobachtungen folgendermassen: Die dunkelbraunen Leiber drängten sich aneinander, die Arme glitten hier und dorthin, klammerten sich an die Mantelfläche um gleich darauf in entsetzlicher Rohheit losgerissen zu werden, so dass bei einem der Tiere die Haut in Stücke ging. KOLLMANN glaubte auch eine Erklärung für dieses Verhalten gefunden zu haben. Er schreibt: Wenn der hektokotylisierte Arm in die Atemöffnung eindringt, dann mag das Krakenweib wohl eine ähnliche Empfindung haben wie ein Mensch, dem etwas in die Luftröhre gerät. Es wird sich dem Erstickungstode nahe fühlen und wehrt sich daher gegen seinen Liebhaber. Wie KOLLMANN so stellte auch BERGMANN (1903) in seiner Arbeit über das *Receptaculum seminis* von *Octopus defilippii* fest: Auch ich beobachtete einen Kampf, der während der ganzen Dauer der Begattung, d. h. also manchmal während einer ganzen Stunde, mit ungeschwächter Erbitterung fortgeführt wurde. Diesen Beschreibungen, denen sich auch BAUER (1908) und PELSENEER (1935) anschliessen steht die Beobachtung von RACOVITZA (1894) gegenüber. „Il n'y a pas de lutte, à proprement parler, précédant l'accouplement. La femelle semble se soumettre d'assez bonne volonté à l'approche du mâle. Le mâle est toujours assez éloigné de la femelle et son bras copulateur est étendu autant que possible. Pendant l'accouplement, la femelle peut parfaitement respirer." RACOVITZA beschreibt ferner das Verhalten von Männchen und Weibchen während dieser friedlichen Begattung.

Es war mir nun in Banyuls möglich wiederholt und unter verschiedenen Bedingungen die Begattung von *O. vulgaris* zu beobachten. Es scheint, dass wir für diese Art zwischen zwei verschiedenen Begattungsweisen unterscheiden müssen, einer gewaltsamen und einer friedlichen „à distance". In der gewaltsamen Begattung stürzt sich das Männchen auf das Weibchen. Während es den hektokotylisierten Arm in die Mantelspalte einzuführen versucht hält es das Weibchen fest. Dieses wird durch die Arme

des Männchens geradezu gefesselt. Die Tiere sind somit in engem körperlichen Kontakt. In der friedlichen Begattungsart hingegen berührt das Männchen sein Weibchen nur mit dem letzten Abschnitt des Hektokotylus. Das Verhalten vor und während der Begattung beschreibt Racovitza zutreffend mit: Le mâle se conduit avec une certaine délicatesse avec sa compagne. Die Partner sind meistens ungefähr um die Länge eines ausgestreckten Armes von einander entfernt. Ihre Stellung ist eine beliebige; es braucht auch keine Sichtverbindung zu bestehen. (Taf. I, fig. 1.) Der friedliche Begattungstyp entspricht durchaus der Beschreibung von Racovitza (1894 *a*). Geben wir einem Männchen, das längere Zeit allein ein Aquarium bewohnte, ein Weibchen, so stürzt das Männchen in der Regel auf den Eindringling. Genau gleich reagiert es, wenn an Stelle des Weibchens ein Männchen eingesetzt wird. Das Weibchen kann nun auf drei verschiedene Arten reagieren:

a) es nimmt sofort eine charakteristische Abwehrstellung ein, indem es sich rückwärts in eine Ecke drückt, alle Arme rückwärts um den Mantel zurückschlägt mit den Saugnäpfen nach aussen gekehrt und den Mund gegen den Angreifer gerichtet. Diese Stellung wird auch gegen andere Angreifer wie Haie usw. eingenommen.

b) es sucht sich durch Flucht dem Männchen zu entziehen.

c) es verteidigt sich und lässt sich auf einem Kampf ein.

In den Fällen *b* und *c* versucht das Männchen das Weibchen gewaltsam zu begatten, was im letzten Fall nur dann gelingt, wenn es dem Weibchen an Grösse und Stärke überlegen ist. Unter diesen Fall wäre auch die Beobachtung von Bergmann einzureihen, denn er erwähnt in seinem Bericht, dass unter seinen Augen ein Weibchen zu einem Männchen gesperrt wurde; es handelte sich somit nicht um ein Paar, das schon längere Zeit zusammengelebt hat. Der Kampf kann recht gefährlich aussehen und ist besonders heftig, wenn die beiden Partner ungefähr gleich stark sind. Ist das Weibchen stärker als das Männchen, so wird letzteres früher oder später in die Flucht geschlagen und es kommt zu keiner Begattung. In einem Fall, bei welchem es sich um ein sehr grosses Weibchen und ein relativ kleines Männchen

handelte, nahm der Kampf für das Männchen einen tödlichen Ausgang.

Nimmt das Weibchen wie oben erwähnt nur eine abwehrende Stellung ein, so kann das Männchen entweder gewaltsam oder friedlich vorgehen. Sollte ihm das Einführen des hektokotylisierten Armes in die Mantelhöhle des Weibchens nicht gelingen, so gibt es häufig auf und wartet auf eine günstigere Gelegenheit. Haben sich hingegen Männchen und Weibchen aneinander gewöhnt, was bei *Octopus* bereits nach wenigen Stunden geschehen ist oder verhält sich das Männchen bei der ersten Begegnung weniger aufdringlich, so verläuft die Begattung immer auf jene ruhige Art und Weise wie sie *Racovitza* beschreibt. Ein Männchen begattet das Weibchen mehrmals. Es wurden am gleichen Paar bis zu drei Begattungen im Tag und bis 17 in der gleichen Woche beobachtet. Ob diese hohen Zahlen auch im Meer erreicht werden, bleibt natürlich eine offenen Frage. Immerhin muss ein Octopusweibchen mindestens zwei Mal begattet werden, damit beide Ovidukte mit einer Spermatophore versehen sind.

Erst unmittelbar vor der Eiablage lehnt das Weibchen eine Begattung ab. Es weist den ausgestreckten Hektokotylus mit einem Arm zurück, was in allen meinem Beobachtungen auf eine durchaus friedliche Art und Weise geschah. Im Meer dürfte um diese Zeit das Männchen ein Weibchen verlassen. Das Weibchen zieht sich in eine Höhle zurück um seine Eier abzulegen. Von nun an werden alle Männchen verjagt. Das Weibchen scheut dabei keinen Kampf. Allerdings haben sich in allen neun Fällen, in welchen die Weibchen im Aquarium mit der Eiablage begannen, die Männchen rasch zurückgezogen und liessen sich in einer andern Ecke des Aquariums nieder. Sie wurden dann aus dem Aquarium entfernt. Die einzige Begattung, die ich im offenen Meer beobachten konnte, wickelte sich zwischen einem kleinem Männchen und einem sehr grossen Weibchen ab. Sie entsprach durchaus der Beschreibung von Racovitza.

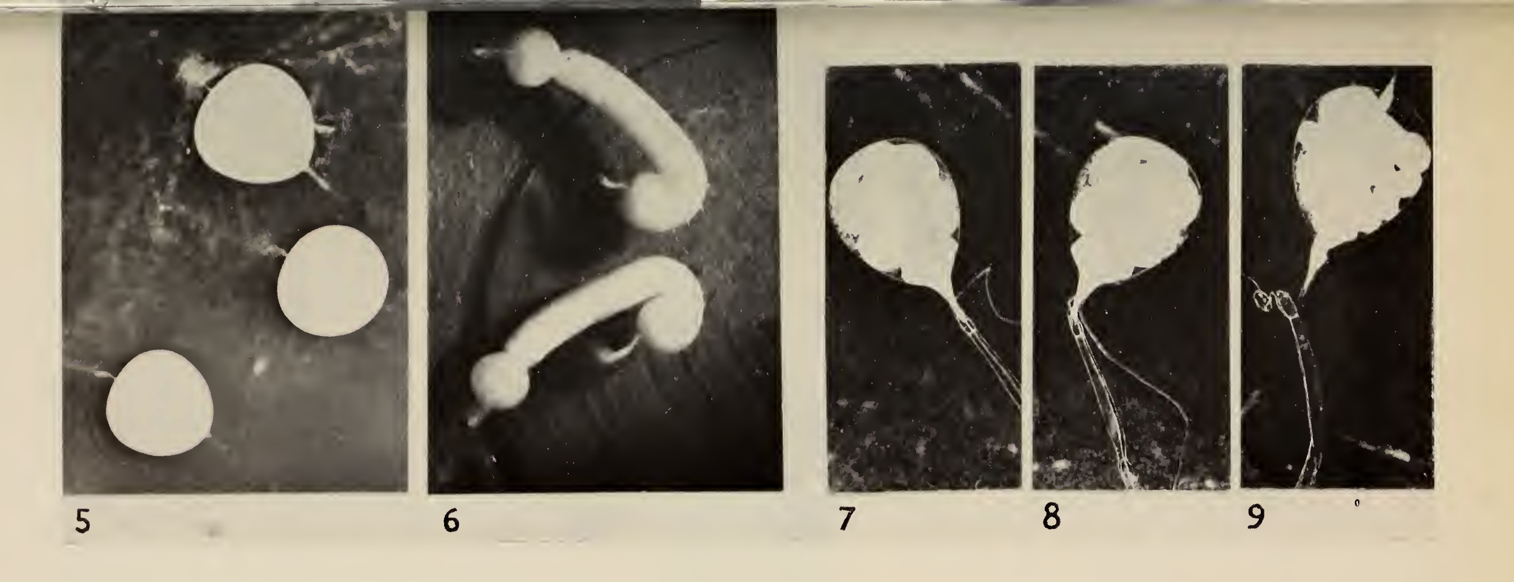
Die Behauptung von Kollmann, dass ein Weibchen von *O. vulgaris* während der Begattung nicht atmen könne, ist sicher unrichtig. Der letzte Abschnitt des hektokotylisierten Armes, welcher in die Mantelhöhle eingeführt wird, beansprucht in seinem Querschnitt keinen Viertel der Mantelspalte. Es wird daher nicht einmal die Atemfrequenz des Weibchens beeinflusst.


1


2







Tafel I.

Fig. 1. — *Octopus vulgaris* während einer friedlichen Begattung. Fig. 2. — Gruppe von *Eledone cirrhosa.*
Fig. 3. — Weibchen von *Eledone cirrhosa* nach der Begattung. Der linke Dorsalarm ist noch zurückgeschlagen; der rechte ist in die rechte Mantelspalte eingeführt. Fig. 4. — Ovar von *E. moschata* mit vier Spermatangien.
Fig. 5. — Spermatangien aus dem Ovar von *E. moschata.* Fig. 6. — Spermatangien aus dem Ovar von *E. cirrhosa.*
Fig. 7-9. — Ablösung der „Ampoule“ von der übrigen Spermatophore zwei Stunden nach der Devagination im Meerwasser. Der Spermienschlauch ist noch nicht geplatzt (*Eledone moschata*).

Eledone.

Eledone lebt im Meer in Gruppen, im Gegensatz zu *Octopus vulgaris*, welcher ein Einsiedlerleben führt (Mangold-Wirz 1961) Dies äussert sich auch bei Tieren, welche in grossen Aquarien gehalten werden. Zwei oder drei Octopus im gleichen Aquarium sind meistens so weit wie möglich von einander entfernt. Nähert sich einer dem andern, so wird er verjagt oder der andere ergreift die Flucht. *Eledone* hingegen - besonders *E. cirrhosa* - können stundenlang dicht neben einander verweilen (Taf. I, fig. 2). Ein Männchen kann daher viel leichter ein Weibchen ergreifen ohne sich vorher an dieses heranpirschen zu müssen.

Die beiden Arten *E. moschata* und *E. cirrhosa* unterscheiden sich in ihrem Begattungsverhalten nur in Einzelheiten. Das Männ-

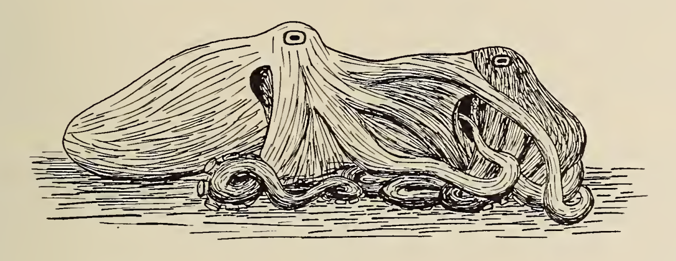


Fig. 1.
Eledona moschata in Kopulation.

chen nähert sich bei beiden Formen von hinten und umfasst mit Armen und Schwimmhaut den Mantel des Weibchens. Von diesem bleibt nur der Kopf und die Arme sichtbar. Der Hektokotylus, der dritte Arm auf der rechten Seite, wird in die rechte Mantelöffnung eingeführt (fig. 1.). Das Weibchen von *E. cirrhosa* schlägt dabei häufig seine beiden Dorsalarme über den Körper zurück; die übrigen Arme sind unter dem Kopf zusammengerollt. Die Kopulation dauert eine halbe bis zu einer vollen Stunde. Hat sich das Männchen vom Weibchen gelöst, so führt das *Cirrhosa*-Weibchen einen oder zwei Arme in die eigene Mantelhöhle ein (Taf. I, fig. 3). Der Sinn dieses Benehmens kann so lange nicht gedeutet werden, als wir nicht wissen, wie und wo das Männchen die Spermatophore appliziert und wir das Schicksal der Spermatophoren in der Mantelhöhle nicht kennen. Dieses Verhalten ist zwar keineswegs an die

Kopulation gebunden, findet man doch hin und wieder noch unreife Tiere, welche einen eigenen Arm in die Mantelhöhle einführen. Man könnte daher annehmen, dass auf diese Art die Mantelhöhle gereinigt wird und eventuell eingesogene Fremdkörper so wie an einem falschen Ort angeheftete Spermatophoren entfernt werden. Immerhin beweist gerade dieses Verhalten, dass die oben angeführte Behauptung von Kollmann nicht stichhaltig ist. Nur bei *E. moschata* beobachtete ich eine Begattung „à distance", was für *Eledone* sicher als Ausnahme angesehen werden darf. Die Partner sassen so weit hintereinander, dass sie sich nur durch den ausgestreckten Hektokotylus berührten. Dieser einzige Fall liess es hingegen zu, dass die Armkontraktionen, welche die Spermatophore von der Armbasis zur Spitze befördern, deutlich verfolgt werden konnten. Es passierten pro Minute zwei Spermatophoren den Arm. Während einer halbstündigen Begattung würden somit bis zu 60 Spermatophoren übertragen. Nach der Begattung sezierte Weibchen zeigten, dass nur ein geringer Prozentsatz den Bestimmungsort erreicht. Viele Weibchen stossen bereits während der Begattung ganze Spermatophoren durch den Trichter aus.

Für den Beobachter bleibt die Spermatophore während der Übertragung unsichtbar. Es war daher nicht möglich herauszubekommen, wo das Männchen die Spermatophore im weiblichen Körper anbringt und wo die Devagination der Spermatophore stattfindet. Die Beschreibung von Racovitza (1894 *a*) ist jedoch recht glaubhaft und gilt wahrscheinlich für alle dem Octopus vulgaris verwandten Formen und auch für *Eledone*. Er beschreibt: Le mâle fixe, avec la spatule de son bras hectocotylisé, les spermatophores auprès de l'orifice de l'oviducte; là en contact avec l'eau de mer, ils éclatent; la partie qui s'évagine entre par l'orifice dans l'oviducte et, en continuant à s'évaginer, elle pénètre de plus en plus profondément.

Die Spermatophoren der beiden Eledonearten unterscheiden sich auffallend in Grösse und Form. Fort (1941 *a*) misst der Verschiedenheit eine so grosse Bedeutung bei, dass er die Gattung *Eledone* in zwei verschiedene Gattungen aufteilt. Nach Fort sollen sich auch die Spermatophoren auf Grund ihrer Form nach der Übertragung verschieden verhalten. In den Ovarien reifer *E. cirrhosa* werden häufig die weisslichen Spermatangien gefunden, die früher oft für Parasiten gehalten wurden (Taf. I, fig. 6). Fort